适度紫外辐射增强对白鲜光合特性和药用活性成分的影响

苏宇航[1,2]，宋晓倩[1,2]，郑晶文[1,2]，曹梦[1,2]，张衷华[1,2*]，唐中华[1,2]

（1. 东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室，哈尔滨 150040；2. 东北林业大学 化学化工与资源利用学院，哈尔滨 150040）

摘要：次生代谢成分环境调控是药用植物优质栽培的理论和实践基础。然而，迄今为止，短期紫外光诱导对药用活性成分积累效应方面的研究仍然比较薄弱。该文以光环境敏感植物白鲜（*Dictamnus dasycarpus*）为研究对象，探索短期不同强度（低剂量和中剂量）紫外（UV）辐射增强对其根、茎和叶中黄柏酮、梣酮、白鲜碱和柠檬苦素 4 种有效成分的诱导效应。结果表明：（1）无论是低剂量还是中剂量 UV-A 和 UV-B 辐射条件下，白鲜叶片光系统 II（PS II）最大光化学量子产量（F_v/F_m）均大于 0.76；PS II 实际光合量子产量 *Y*（II）、调节性能量耗散的量子产量 *Y*（*NPQ*）、光化学淬灭系数（*qL*）和非光化学淬灭系数（*NPQ*）与对照（未经紫外辐射处理）相比均没有显著差异；低剂量与中剂量 UV-B 辐射均显著增加白鲜 PS II 的非调节性能量耗散的量子产量 *Y*（*NO*）。（2）适度短期紫外辐射增强能够诱导白鲜药用活性成分快速积累，根中 4 种有效成分最高可提升 51%，主要在白鲜根中积累。其中，中剂量 UV-A 辐射和低剂量 UV-B 辐射效果最明显，不仅根中黄柏酮、梣酮、白鲜碱和柠檬苦素 4 种活性成分明显提升，还促进茎、叶白鲜碱和梣酮的积累。综上所述，该研究结果表明短期紫外辐射增强能够有效诱导白鲜药用活性成分的积累，并通过提升白鲜 PS II 非光化学效率来提升白鲜光强耐受性。

关键词：紫外辐射，白鲜，次生代谢，药用成分，光合特性

中国分类号：Q945；R914.1　　　　**文献标识码：**A

Effects of moderate ultraviolet radiation enhancement on photosynthetic characteristics and medicinal active components of *Dictamnus dasycarpus*

SU Yuhang [1,2], SONG Xiaoqian [1,2], ZHENG Jingwen [1,2], CAO Meng [1,2], ZHANG Zhonghua[1,2*], TANG Zhonghua [1,2]

(1. *Key Laboratory of Forest Plant Ecology*, *Ministry of Education*, *Northeast Forestry University*, Harbin 150040, China; 2. *College of Chemistry*, *Chemical Engineering and Resource Utilization*, *Northeast Forestry University*, Harbin 150040, China)

Abstract: The theory and practice of artificial cultivation are based on the environmental regulation of the secondary metabolism of medicinal plants. However, so far, the research on the accumulation effect of short-term ultraviolet radiation on the medicinally active ingredients was still relatively weak. In this study, the light environment-sensitive plant *Dictamnus dasycarpus* was taken as the research object, and the inductive effect of short-term enhanced ultraviolet radiation (UV) on four active ingredients, obacunone, fraxinellone, dictamnine, and limonin in the

---

基金项目：科技基础资源调查项目（2019FY100500）；中央高校基本科研业务费专项（2572018BU05）[Supported by the Science and Technology Basic Resources Investigation Program of China (2019FY100500); Fundamental Research Funds for the Central Universities(2572018BU05)]。

第一作者：苏宇航(1997-)，硕士研究生，研究方向为逆境生理生态，（E-mail）1832264776@qq.com。

***通信作者：**张衷华，博士，高级工程师，硕士研究生导师，研究方向为植物生态，(E-mail) en_cn@126.com。

roots, stems, and leaves of *D. dasycarpus* was explored. The results were as follows: (1) Under whether low- or medium-intensity UV-A and UV-B radiation conditions, the maximum quantum yield of photosystem II (F_v/F_m) of *D. dasycarpus* was always over 0.76 during the experimental period. Compared with the control (without ultraviolet radiation enhancement treatment), there was no significant differences in the actual photosynthetic quantum yield of photosystem II *Y* (II), regulated energy dissipation quantum yield *Y*(*NPQ*), photochemical quenching coefficient (*qL*) and the non-photochemical quenching coefficient (*NPQ*). Low- and medium-intensity UV-B radiation significantly promoted the increase of non-regulated energy dissipation quantum yield *Y* (*NO*) of *D. dasycarpus*. (2) An appropriate enhanced amount of short-term ultraviolet radiation could promote the accumulation of the active ingredients of *D. dasycarpus*, the four active ingredients in the roots could be increased by up to 51%, the accumulation is mainly in the *D. dasycarpus* roots. The effects of moderate radiation intensity UV-A radiation and lower intensity UV-B radiation were the most obvious, and it not only promoted the accumulation of four active ingredients of obacunone, fraxinellone, dictamnine, and limonin in the roots, but also promoted the accumulation of dictamnine in the stem and fraxinellone in the leaves. The results reveal that the effectiveness of the accumulation of active ingredients in *D. dasycarpus* is improved under short-term enhanced ultraviolet radiation conditions. It also reveals that an effective way to improve the tolerance of the *D. dasycarpus* to light intensity and promote the accumulation of active ingredients is to increase the non-photochemical efficiency of the *D. dasycarpus* photosynthetic system.

Key words：ultraviolet radiation, *Dictamnus dasycarpus*, secondary metabolism, medicinal ingredients, photosynthesis characteristics

白鲜（*Dictamnus dasycarpus*）是芸香科多年生草本植物，白鲜皮是中医临床常用中药和中国重要的大宗药材（周亚福等，2013），主要药效物质为生物碱和柠檬苦素类化合物，是白鲜体内具有生物活性的一类次级代谢产物，其中最重要的为黄柏酮（$C_{26}H_{30}O_7$）、梣酮（$C_{14}H_{16}O_3$）、白鲜碱（$C_{12}H_9NO_2$）和柠檬苦素（$C_{26}H_{30}O_8$）等 4 种（曹梦等，2018），前 2 种是《中华人民共和国药典》（2020 版）规定的必检测项，要求以干物质重计，黄柏酮含量不少于 0.15%，梣酮含量不少于 0.05%。白鲜主要药效成分含量的多寡是决定白鲜质量的重要指标。虽然野生白鲜药材的质量高，但是生长周期长、采收困难，大面积采收导致白鲜野生资源逐年减少（周亚福等，2013）。在日常生活中白鲜往往仅以根皮入药，地上部分全部舍弃，还造成资源的极大浪费（周亚福等，2013）。因此，提高白鲜资源的利用率和质量已经成为当下亟需解决的问题。赵琳琳等（2020）发现部分地区的人工栽培白鲜药用成分也达不到药典要求，黄柏酮含量仅为 0.10%、梣酮为 0.033%。生产栽培条件以及环境因子等都会影响白鲜的品质。为提高药材质量，利用环境因子对药用植物的生长进行干扰从而调控其代谢途径，已成为植物学研究的热点，已有研究发现改变环境条件是提高白鲜次生代谢产物的有效途径（杜程芳等，2005；刘雷等，2016）。所以，当下需要开展环境因子对白鲜药用成分的影响研究，指导人工栽培通过环境因子诱导以提升白鲜药用成分含量。

光是植物光合作用所必需的环境因子，光照强度、光质等对植物发育均有影响（刑阿宝等，2018），光还是影响植物初生代谢和次生代谢的主要环境因子之一，并调控植物多种代谢信号过程（Porto et al., 2020）。日光包括紫外、可见和红外等波段，不同波长的光通过光合作用、激活受体和引起损伤等形式作用于植物（Christie & Briggs, 2001; Ahmad et al., 2002; Flint & Caldwell, 2003）。以往研究表明，紫外辐射对植物次生代谢物积累影响的范围可达 10%～300%（Kakani et al., 2003）。高等植物进化出一系列避免紫外辐射损伤的防御机制，如茎叶表面形成蜡质或表皮毛，合成类黄酮、酚类等紫外吸收物质（Barnes et al., 2016; Valenta

et al., 2020），利用抗氧化系统和酶系统修复受损的 DNA 等（Bornman et al., 2015）。UV-A 决定植物对 UV-B 的敏感性，光敏色素（phytochrome A）、隐花色素（cryptochromes）、向光素（phototropins）等蓝光受体都能吸收一定的 UV-A 辐射（Krizek, 2004），同时，UV-A 对植物生长、生物量分配、酚类和类黄酮等次生代谢物合成也存在或正或负的效应（Valenta et al., 2020）。植物光合作用和药用成分对辐射的响应取决于辐射强度、植物种类、环境条件等（岳向国等，2005）。李亚敏等（2005）研究发现浙贝母（*Fritillaria thunbergii*）在中剂量 UV-B 辐射下，生长状况良好，生物碱含量显著增加，付金颖等（2017）研究发现紫外辐射增强显著提高了京尼平、黄酮等次生代谢产物含量。适量强度的 UV-B 辐射可以促进多种药用活性成分的积累，如黄酮类化合物（flavonoids）、生物碱（alkaloids）、萜类（terpenoids）等（Zhang & Björn, 2009）。

目前，紫外 LED 技术以及生境适宜性分析技术的发展，使光质定向诱导药用活性成分积累具备了田间生产的可行性，但具体的控制参数仍然匮乏。就目前国内市场而言，人工栽培植物药效远低于野生植物，通过光质定向诱导解决这一关键难题，对于保护野生植物资源意义重大。因此，为提高人工栽培白鲜药用成分的含量，本文以二年生白鲜为研究对象，在不同紫外辐射强度下进行栽培试验，探索白鲜光合特性和 4 种主要活性成分对短期紫外辐射增强的响应情况，拟探讨以下问题（1）在短期不同紫外辐射条件下，白鲜是否受损？（2）白鲜的利用率是否提高？（3）白鲜各器官药用成分对紫外辐射的响应如何？揭示了紫外辐射对药用成分积累的影响，为白鲜优质栽培及产业发展提供技术支撑。

1 材料与方法

1.1 试验材料和处理条件

试验选择 150 株长势一致的二年生白鲜盆栽植株，林下黑土作为培养基质，每盆定植三株，平均分成 5 组，每组 30 株。

在人工气候箱内用白色 LED 光源（惠州雷士光电科技有限公司）进行预培养，光照强度为 400 μmol·m^{-2} s^{-1}，光照时间 10 h d^{-1}，预培养至白鲜植株具有 4 片完全伸展的叶片，预培养后设置 5 种不同光照处理组，具体如下：

（1） 与预处理相同的光照强度和光周期作为对照组（CK）；

（2） CK 组光照基础上增加 2 W m^{-2} UV-A 辐射作为低剂量 UV-A 辐射增强组（UVAL）

（3） CK 组光照基础上增加 4 W m^{-2} UV-A 辐射作为中剂量 UV-A 辐射增强组（UVAM）

（4） CK 组光照基础上增加 0.25 W m^{-2} UV-B 辐射作为低剂量 UV-B 辐射增强组（UVBL）；

（5） CK 组光照基础上增加 0.50 W m^{-2} UV-B 辐射作为中剂量 UV-B 辐射增强组（UVBM）。

上述紫外辐射强度通过前期的预试验摸索确定，以不存在明显的叶灼伤为中剂量辐射，低剂量辐射减半，具体强度通过调节植株与紫外 LED 光源之间的距离获得。UV-B LED 光源生产商为北京电光源研究所，强度为 36 W；UV-A LED 光源生产商为东莞市森夏电子科技有限公司，强度为 40 W。为了降低 UV-B 长时间辐射对白鲜损伤的积累效应采取间歇辐射方式，每 30 min 辐射 15 min，一天总 UV-B 辐射时间为 2 h；UV-A 辐射周期与可见光光周期一致，为 10 h d^{-1}。

处理期 2 d 补充一次土壤水分使其达到最大含水量，此含水量可以保证 2 d 内不会出现植物水分抑制，光合作用测定和药用活性成分分析在处理满 7 d 进行。

1.2 光合作用测定

处理 7 d 后，在一个晴天上午 8:00—10:00，随机选择长势良好的叶片，从茎尖开始选择第一片完全展开的一致叶位叶片进行光合作用测定，叶片不经过暗适应，在测定过程中气

温（Tair）为 25 ℃，相对湿度（RH）为 60%，CO_2 浓度为 400 μmol·mol^{-1}，采用 Li-6400 便携式光合测定系统（Li-Cor, USA）进行光响应曲线测定，光辐射强度（PAR）设置为 2 000、1 600、1 200、800、600、200、100 和 0 μmol·m^{-2} s^{-1}，测定时光强由强到弱，每个光照强度梯度下平衡 5 min 左右，测定指标包括净光合速率（P_n）、呼吸速率（R_d）、蒸腾速率（T_r），每片叶子重复测 5 次，取其平均值，用于统计分析。

光响应曲线拟合模型为指数函数模型：$P_n = P_{n\,max}(1\text{-}e^{-\alpha I/P_{n\,max}})\text{-}R_d$（指数模型是没有极值的函数，要对饱和光强进行估算。参照王满莲等（2006）的方法，假设光合速率为 0.9P_{nmax} 或 0.99P_{nmax} 所对应的光强为饱和光强。α=0.05，P_{nmax}=20，R_d=1）

叶绿素荧光特性采用 PAM-2000 便携式调制叶绿素荧光仪（Walz, German），叶片暗适应 20 min，依次测定最小荧光产量F_o、最大荧光产量F_m，按照顺序依次测定 600 μmol m^{-2} s^{-1} 光强下的光下荧光F'、最大荧光F_m'和最小荧光F_o' ，不用适应，并依据便携式调制叶绿素荧光仪系统自带公式计算 PS II 最大光合量子产量（F_v/F_m）、PS II 实际光合量子产量 Y(II)、非光化学淬灭系数（NPQ）、基于“湖泊模型”光化学淬灭系数（qL）、非调节性能量耗散的量子产量 Y（NO）、调节性能量耗散的量子产量 Y（NPQ），具体公式如下：

$$F_V/F_m=(F_m\text{-}F_o)/F_m;$$
$$Y(II)=(F_m'\text{-}F')/F_m';$$
$$NPQ=(F_m\text{-}F_m')/F_m';$$
$$qL=qP*F_o'/F_m';$$
$$Y(NO)=1/(NPQ+1+qL*\left(\frac{F_m}{F_o}\text{-}1\right));$$
$$Y(NPQ)=1\text{-}Y(II)\text{-}Y(NO)。$$

1.3 活性成分含量检测

处理 7 d 后，每组取 10 株样品进行测试，分出根、茎和叶后分别加入 8 mL 甲醇研磨，超声提取 1 h（功率 100 W，频率 40 kHz，温度 40 ℃），8 000 r min^{-1} 离心 10 min，抽取上清液在 40 ℃ 下利用真空旋转蒸发仪浓缩挥干，挥干后用色谱级甲醇复溶到 2 mL，再次 8 000 r min^{-1} 离心 10 min，取上清，密封后-20 ℃ 保存用于色谱分析。

黄柏酮、梣酮、白鲜碱和柠檬苦素含量参照曹梦等（2018）建立的方法，色谱仪为 e2695-2998 液相检测系统（Waters, USA），Waters Symmetry® C_{18} 色谱柱（4.6 mm ×250 mm, 5 μm, waters）；流动相为乙腈（A）和超纯水（B），梯度洗脱（0～20 min，45.0%～55.0%A），流速 1.0 mL min^{-1}，柱温为 35 ℃，进样量为 10 μL，检测波长为 210 nm 和 236 nm。

1.4 数据分析

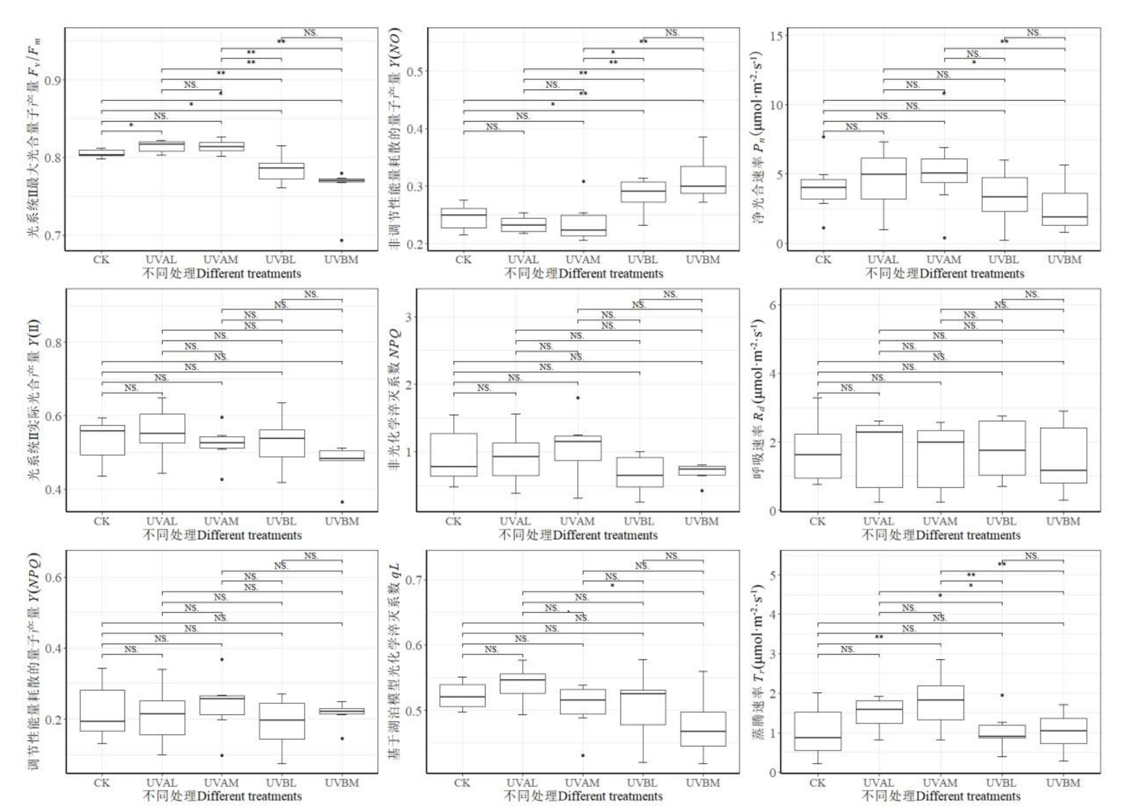
使用 R 4.1.2 中 ggsignif 包进行分组差异显著性分析和 t 检验，明确不同处理组之间光合作用特性、药用活性成分含量之间差异是否具有统计学意义；绘图使用 ggplot2 包。

2 结果与分析

2.1 短期紫外辐射增强对白鲜光合特性的影响

短期 UV-A 和 UV-B 辐射增强对白鲜光合特性的影响具有明显差异（图 1）。UVAL 组的 PS II 最大光合量子产量（F_v/F_m）显著提高，UVBL 和 UVBM 组则显著降低，各处理组间 PS II 实际光合量子产量 Y(II)、调节性能量耗散的量子产量 Y(NPQ)、光化学淬灭系数(qL)和非光化学淬灭系数（NPQ）差异均不显著。UVBL 和 UVBM 组对光合量子产量的影响，主要表现为非调节性能量耗散的量子产量 Y（NO）显著增加。

尽管 UV-A 处理提高了净光合速率（P_n），但与 CK 相比，差异并不显著；UVBM 处理对净光合速率（P_n）有显著的抑制作用；在呼吸速率（R_d）方面，各处理组间差异不显著；UVAM 处理显著提高了蒸腾速率（T_r）。



和*分别表示在 0.01 和 0.05 水平上存在显著差异；NS.**表示没有显著差异。**CK**. 对照白色 LED 光；**UVAL**. CK+2 W m^{-2} UV-A 辐射；**UVAM**. CK+4 W m^{-2} UV-A 辐射；**UVBL**. CK+0.25 W m^{-2} UV-B 辐射；**UVBM**. CK+0.5 W m^{-2} UV-B 辐射。图中的黑点代表离群值。下同。

** and * indicate significant differences at 0.01 and 0.05 levels, respectively; **NS.** indicates no significant differences. **CK**. The while LED light; **UVAL**. CK+2 W m^{-2} UV-A radiation; **UVAM**. CK+4 W m^{-2} UV-A radiation; **UVBL**. CK+0.25 W m^{-2} UV-B radiation; **UVBM**. CK+0.5 W m^{-2} UV-B radiation. The black dots in the figure represent outliers. The same below.

图 1 短期紫外辐射增强对白鲜光合特性的影响

Fig. 1 Effects of short-term enhanced ultraviolet radiation on photosynthesis of *Dictamnus dasycarpus*

2.2 短期紫外辐射增强对白鲜活性成分积累的影响

不同紫外光质和光强辐射对白鲜根、茎和叶中黄柏酮、梣酮、白鲜碱和柠檬苦素含量影响存在差异（图 2、图 3 和图 4）。UVAM 和 UVBL 对根中黄柏酮含量存在显著提升作用，UVAM 和 UVBL 分别是 CK 的 1.61、1.54 倍。梣酮则是 UVBM、UVBL 和 UVAM 组诱导效果好，平均可达到 CK 的 1.5 倍。UVAM、UVBL、UVBM 对柠檬苦素的诱导积累效果显著，分别是 CK 的 1.61、1.54、1.16 倍。UVAL 和 UVAM 对根中白鲜碱有显著诱导积累作用，UVAL 诱导白鲜碱可达到 CK 的 1.56 倍。

紫外增强对白鲜根中 4 种关键活性成分总含量均有明显影响，UVAM 处理组最高，活性成分含量达到 3.86 mg g^{-1}，其中柠檬苦素含量提升了 1.46 倍，白鲜碱含量提升了 1.5 倍左右，就药典必测成分黄柏酮和梣酮而言，黄柏酮得到了最大提升，梣酮提升了 1.5 倍以上，其次是 UVBL 处理组，活性成分含量达到了 3.61 mg g^{-1}，UVBM 和 UVAL 处理组较低，分别为 3.19 和 2.94 mg g^{-1}，CK 为 2.56 mg g^{-1}，相对于 CK，各处理组总含量最高提升 51%。

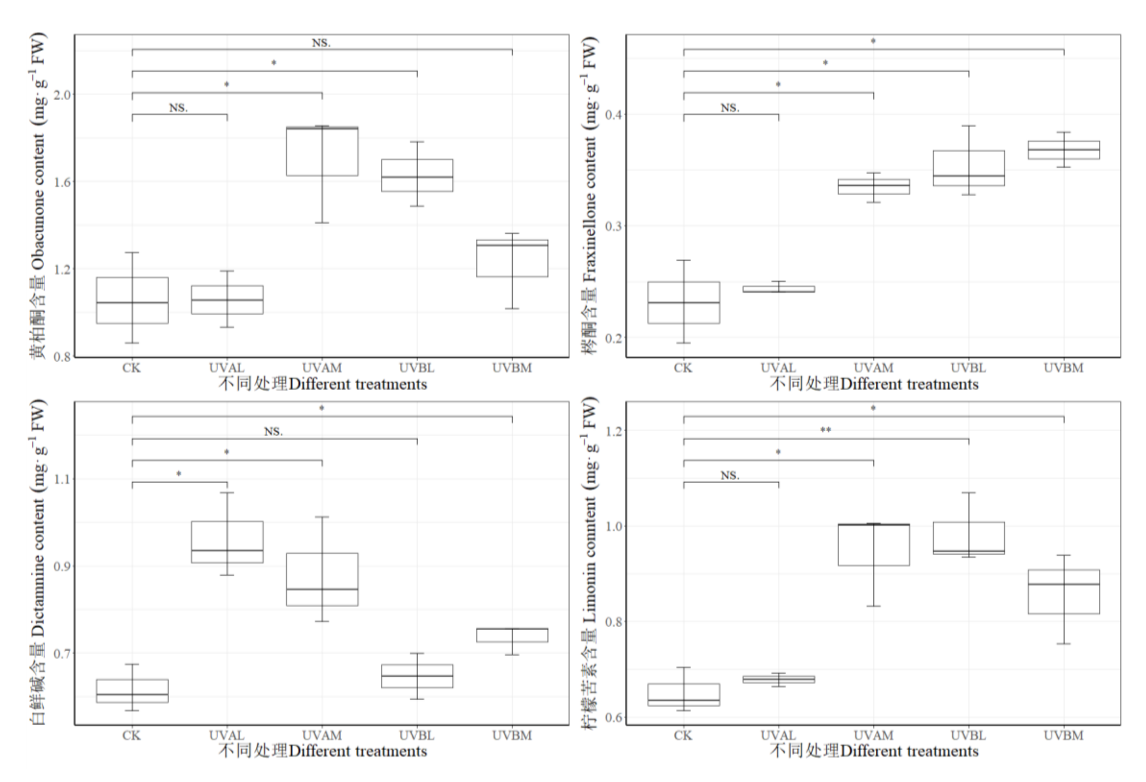


图 2　短期紫外辐射增强对白鲜根中 4 种活性成分的影响

Fig. 2 Effects of short-term enhanced ultraviolet radiation on four active ingredients in *Dictamnus dasycarpus* roots

白鲜茎中白鲜碱、梣酮、黄柏酮类和柠檬苦素含量相对较低（图 3），除 UVAM 显著促进白鲜碱含量外，其它处理对茎中 4 种主要活性分含量均没有显著影响。

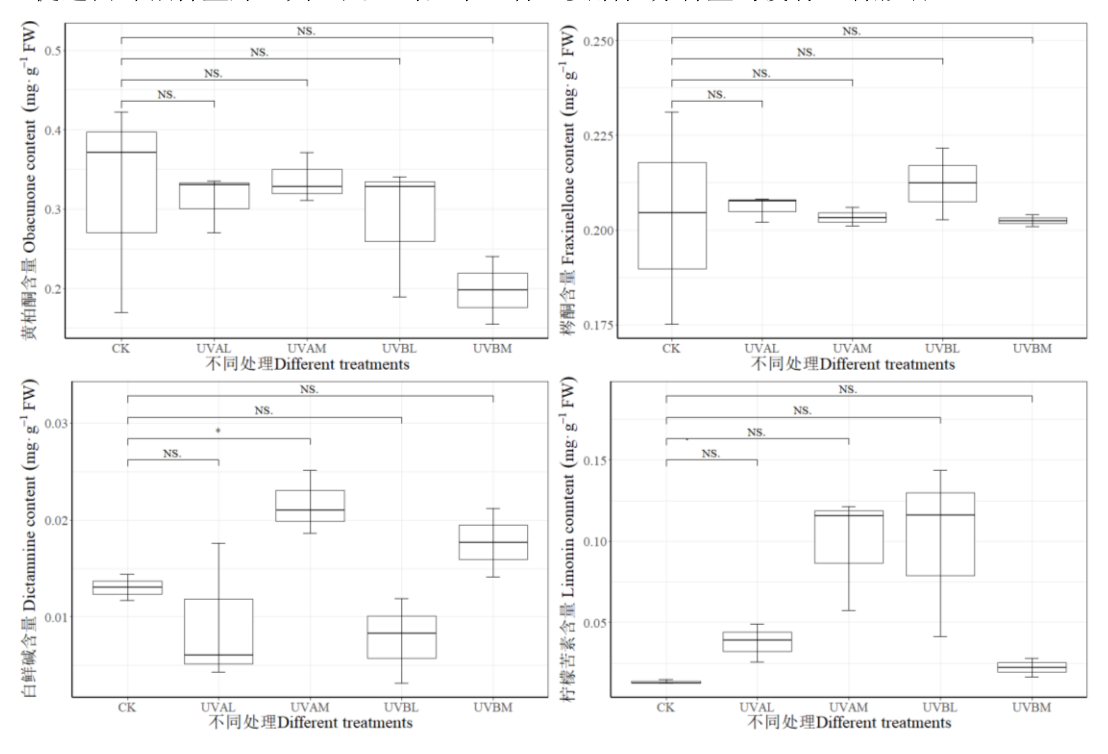


图 3　短期紫外辐射增强对白鲜茎中 4 种活性成分的影响

Fig. 3 Effects of short-term enhanced ultraviolet radiation on four active ingredients in *Dictamnus dasycarpus* stems

4 种紫外辐射增强处理，对白鲜叶中黄柏酮、白鲜碱和柠檬苦素含量影响均不显著，仅梣酮含量受 UVBL 影响，存在明显的诱导积累作用（图 4）。

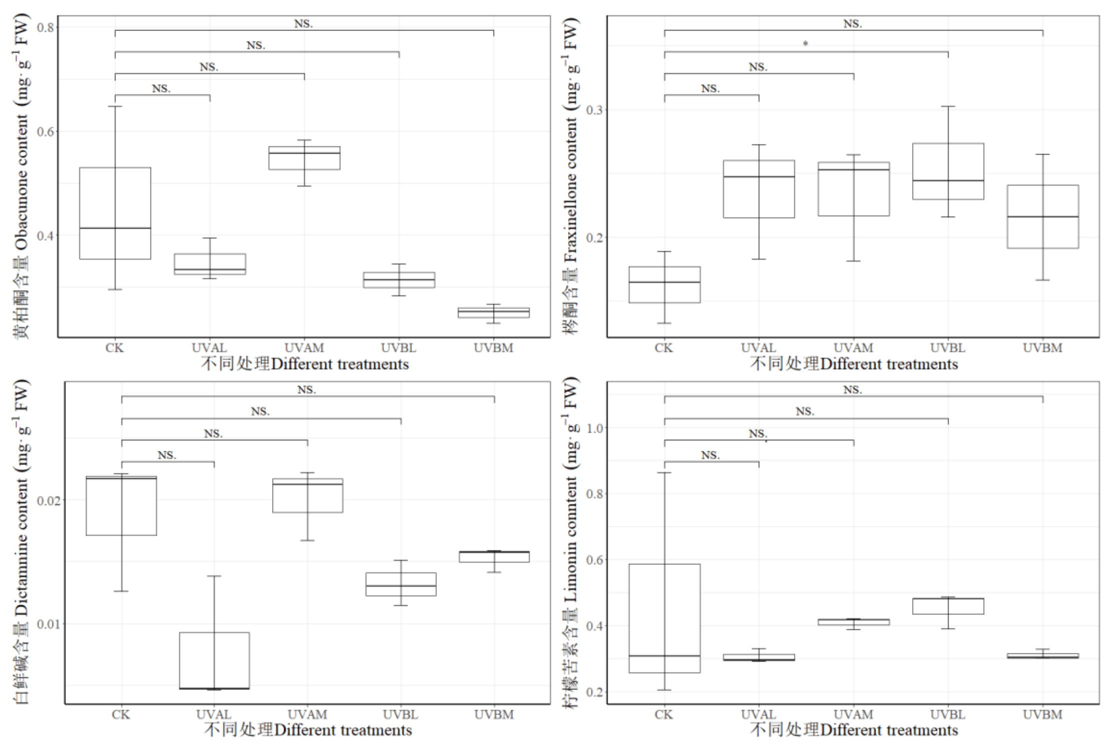


图 4　短期紫外辐射增强对白鲜叶中 4 种活性成分的影响

Fig. 4 Effects of short-term enhanced ultraviolet radiation on four active ingredients in *Dictamnus dasycarpus* leaves

3 讨论

PS Ⅱ最大光化学量子产量（F_v/F_m）是各种环境胁迫下衡量 PS Ⅱ活性的重要参数，可以反应植物受伤害的程度（Zhang & Scheller, 2004），非胁迫条件下植物 PS II 最大光化学量子产量（F_v/F_m）一般在 0.75～0.85 之间（Kitajima & Butler, 1975; Genty et al., 1989）。研究发现当 PS II 最大光化学量子产量（F_v/F_m）<0.75 时，植物所受到的损伤是不可逆的，而 PS II 最大光化学量子产量(F_v/F_m)<0.44，PS II 反应中心失去活性(Schansker & Rensen, 1999)。本研究发现，在 UV-A 中剂量和较低剂量辐射条件下，白鲜叶片 PS II 最大光化学量子产量（F_v/F_m）均稳定在 0.8 以上，说明其并没有受到 UV-A 紫外胁迫的影响；而在低剂量和中剂量 UV-B 辐射条件下，白鲜叶片 PS II 最大光化学量子产量（F_v/F_m）则显著降低，表明 PS II 光破坏的发生，但是其最低值为 0.76，说明其光合能力在 UV-B 辐射下虽受到影响，但是影响是可逆的，短期 4 种紫外辐射增强并没有对白鲜造成不可逆的伤害。当光化学能量转换和保护性的调节机制不足以将过剩光能完全消耗掉时，会引起 PS II 光抑制，而植物叶片可以通过 PS II 的光破坏防御机制减小光抑制造成的负面影响（Pascal et al., 2005）。植物光合机构通过叶黄素循环的能量耗散（Demmig-Adams & Adams, 1992）、光呼吸作用（Osmond & Grace, 1995）、Mehler 反应（Flexas et al., 1999）等途径缓解光抑制。而本研究发现不同紫外辐射下白鲜的能量分配策略不同，UV-A 辐射下，随着辐射强度的增加，非调节性能量耗散的量子产量 $Y(NO)$、PS II 实际光合量子产量 Y(II)和调节性能量耗散的量子产量 $Y(NPQ)$ 均保持稳定状态，UV-B 辐射下，白鲜非调节性能量耗散的量子产量 $Y(NO)$ 显著增加，表明白鲜用于非化学反应的能量增加（Kramer et al., 2004），光系统趋于受损（Goss & Jakob, 2010; Jahns & Holzwarth, 2012），尽管可能还未受到损伤，但继续紫外照射白鲜将会受损。

非调节性能量耗散的量子产量 *Y*(*NO*)表示的是电子传递到 PS II 以后既不参与光化学反应、也不以叶黄素循环介导的调节性的热量耗散，而是以光呼吸、Mehler 反应等形式进行耗散或者是将电子传递给氧参与活性氧形成（Wang et al., 2009），表明白鲜可以通过自我调节，提高非调节性能量耗散的量子产量 *Y*（*NO*），提升光合系统的非光化学效率使自身不受伤害。本研究还发现所有处理并没有改变白鲜光化学淬灭系数（*qL*）和非光化学淬灭系数（*NPQ*），其中 *qL* 可以反映植物对光能的转化能力（Kramer et al., 2004），*NPQ* 反映的是 PS II天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的光能部分，是一种植物对光合机构的自我保护机制（Kramer et al., 2004），说明白鲜通过提高非调节性能量耗散的量子产量 *Y*（*NO*），使白鲜 PS II 反应中心电子传递活性恢复正常状态。

植物次生代谢产物因生长环境不同而异（李彦等，2012），调节紫外辐射强度可以提高植物体内某些具有重要药用价值的次生代谢物质含量（吴洋等，2012）。白鲜主要活性成分中，白鲜碱属于生物碱，黄柏桐、柠檬苦素、梣酮都属于柠檬苦素类化合物（曹梦，2019），柠檬苦素类化合物是一类高度氧化的四降三萜类化合物，其中梣酮为降解性柠檬苦素类化合物，黄柏桐与柠檬苦素是柠檬苦素苷元类化合物。本研究发现，中剂量 UV-A 和低剂量 UV-B 对黄柏桐、柠檬苦素、梣酮的诱导效果强烈，紫外辐射促进了三萜的合成，进而影响白鲜体内萜类化合物的含量，黄柏桐与柠檬苦素在梣酮合成的上游（曹梦，2019），推测可能是紫外辐射促进了黄柏桐与柠檬苦素的合成，从而使梣酮含量增加。紫外辐射主要通过改变甲羟戊酸途径（MVA）和 2-甲基赤藓糖-4-磷酸途径（MEP）上相关酶基因的表达量控制白鲜体内这三类柠檬苦素类化合物的合成。当前，关于白鲜的代谢途径的研究较少，并不十分明确，白鲜活性成分响应紫外辐射的作用机理还需进一步研究。

已有研究证实白鲜活性物质在叶和茎中合成，在根中积累（周亚福等，2017），所以本研究中白鲜根中活性成分含量显著高于茎、叶活性成分含量，与毛少利等（2015）研究结果一致。本研究中等剂量 UV-A 辐射显著促进茎中白鲜碱积累，低剂量 UV-B 辐射显著促进叶中梣酮积累，提高白鲜植物茎、叶的利用效率。而白鲜活性成分的质量分数随生长年限的增加而增加（刘丽娟等，2015），本研究以二年生白鲜为对象，紫外辐射处理后白鲜药用成分含量提升至 1.5 倍，预期对成株处理时，能够较容易地将人工栽培白鲜品质提升到药典规定标准以上，具有较好的开发利用前景，为白鲜今后高效生产有效药用成分和可持续发展提供了理论基础。

4 结论

本试验通过短期、适度增强 UV-A 和 UV-B 辐射研究了白鲜碱、黄柏酮、梣酮和柠檬苦素 4 种药用活性成分的诱导积累效应。结果表明，在试验条件下，白鲜可以通过自我调节，提升 PS II 的非光化学效率使自身不受伤害，且适度增强紫外辐射可以提高药用活性成分含量，白鲜根中活性成分含量最高，其中中等剂量 UV-A 辐射和低剂量 UV-B 辐射对 4 种活性成分诱导效果比较明显。因此，在田间生产中，可以在采收一周前进行相应的紫外辐射处理，不仅能提升根中活性成分含量，还能提高对茎与叶的利用效率，以达到人工栽培白鲜关键活性成分含量跃升的目标，对促进白鲜资源的可持续利用具有重要意义。

参考文献:

AHMAD M, GRANCHER N, HEIL M, et al., 2002. Action spectrum for cryptochrome-dependent hypocotyl growth inhibition in *Arabidopsis*[J]. Plant Physiol, 129(2): 774-785.

BARNES PW, TOBLER MA, KEEFOVER-RING K, et al., 2016. Rapid modulation of ultraviolet shielding in plants is influenced by solar ultraviolet radiation and linked to alterations in flavonoids[J]. Plant Cell Environ, 39(1): 222-230.

BORNMAN JF, BARNES PW, ROBINSON SA, et al., 2015. Solar ultraviolet radiation and ozone depletion-driven climate change: effects on terrestrial ecosystems[J]. Photochem Photobiol Sci, 14(1): 88-107.

CAO M, 2019. Effect of ultraviolet radiation on *Dictamnus dasycarpus* Turcz growth and accumulation of medicinal components[D]. Harbin: Northeast Forestry University: 1-48. [曹梦，2019. 紫外辐射对白鲜生长和药用成分积累的影响[D]. 哈尔滨：东北林业大学：1-48.]

CAO M, TANG ZH, ZHANG ZH, 2018. Simultaneous determination of five components in cortex *Dictamnus dasycarpus* Turcz by HPLC dual wavelength method[J]. Chin Med Mat, 41(12): 2608-2610. [曹梦，唐中华，张衷华，2018. HPLC 双波长法同时测定白鲜皮中 5 种成分的含量[J]. 中药材，41(12)：2608-2610.]

CHRISTIE JM, BRIGGS WR, 2001. Blue light sensing in higher plants[J]. J Biol Chem, 276(15): 11457-11460.

DEMMIG-ADAMS B, ADAMS WW. 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress[J]. Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 43(1): 599-626.

DU CF, YANG XX, TU PF, 2005. Studies on chemical constituents in bark of *Dictamnus dasycarpus*[J]. Chin J Chin Mat Med, 30(21): 23-26. [杜程芳，杨欣欣，屠鹏飞，2005. 白鲜皮的化学成分研究[J]. 中国中药杂志，30(21)：23-26.]

FLEXAS J, BADGER M, CHOW WS, et al., 1999. Analysis of the relative increase in photosynthetic O_2 uptake when photosynthesis in grapevine leaves in inhibited following low night temperatures and/or water stress[J]. Plant Physiol, 121(2): 675-684.

FLINT SD, CALDWELL MM, 2003. A biological spectral weighting function for ozone depletion research with higher plants[J]. Physiol Plantrum, 117(1): 137-144.

FU JY, YANG C, LI DW, et al., 2017. Effects of elevated UV-B radiation on photosynthesis and contents of active substance of *Eucommia ulmoides* plantation[J]. J Anhui Agric Sci, 45(26): 6-10. [付金颖，杨超，李德文，等，2017. 环境 UV-B 辐射增强对叶用杜仲林叶片光合作用与活性物质含量的影响[J]. 安徽农业科学，45(26)：6-10.]

GENTY B, BRIANTAIS JM, BAKER NR, 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence[J]. BBA-Gen Subjects, 990(1): 87-92.

GOSS R, JAKOB T, 2010. Regulation and function of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in algae[J]. Photosynth Res, 106(1-2): 103-122.

JAHNS P, HOLZWARTH AR, 2012. The role of the xanthophyll cycle and lutein in photoprotection of photosystem II[J]. BBA-Bioenergetics, 1817(1): 182-193.

KAKANI VG, REDDY KR, ZHAO D, et al., 2003. Field crop responses to ultraviolet-B radiation: a review[J]. Agric For Meteorol, 120(1-4): 191-218.

KITAJIMA M, BUTLER WL, 1975. Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone[J]. Biochim Biophys Acta, 376(1): 105-115.

KRAMER DM, JOHNSON G, KIIRATS O, et al., 2004. New fluorescence parameters for the determination of QA redox statean dexcitation energy fluxes[J]. Photosynth Res, 79(2): 209-218.

KRIZEK DT, 2004. Influence of PAR and UV-A in determining plant sensitivity and photomorphogenic responses to UV-B radiation[J]. Photochem Photobiol, 79(4): 307-315.

LI Y, ZHOU XD, LOU ZH, et al., 2012. Review of plant secondary metabolites and the factors

that influence its accumulation[J]. S Chin For Sci, 40(3): 54-60. [李彦，周晓东，楼浙辉，等，2012. 植物次生代谢产物及影响其积累的因素研究综述[J]. 南方林业科学，40(3)：54-60.]

LI YM, QUE M, 2005. Effects of supplemental UV-B radiation on *Fritillaria thunbergii* growth and photosynthesis[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 25(4):740-744. [李亚敏，岳明，2005. 补充 UV-B 辐射对浙贝母生长和光合作用的影响[J]. 西北植物学报，25(4)：740-744.]

LIU L, GUO LN, YU CL, et al., 2016. Research progress on chemical constituents and pharmacological activities of *Dictamnus dasycarpus* peel[J]. Chin Tradit Pat Med, 30(21): 23-26. [刘雷，郭丽娜，于春磊，等，2016. 白鲜皮化学成分及药理活性研究进展[J]. 中成药， 38(12)：2657-2665.]

LIU LJ, ZHANG GH, SUN WY, et al., 2015. Variation laws of the content of obacunone and fraxinellone in *Dictamni* Cortex at different growth stages[J]. J NE For Univ, 43(4): 131-133. [刘丽娟，张国鸿，孙文艺，等，2015. 不同生长阶段白鲜皮中黄柏酮和梣酮累积量的变化规律[J]. 东北林业大学学报，43(4)：131-133.]

MAO SL, ZHOU YF, WANG YC, et al., 2015. Anatomical structures of vegetable organs of *Dictamnus dasycarpus* and dictamine accumulation[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 35(6): 1135-1141. [毛少利，周亚福，王宇超，等，2015. 白鲜营养器官解剖结构及其与白鲜碱的积累关系[J]. 西北植物学报，35(6)：1135-1141.]

OSMOND CB, GRACE SC, 1995. Perspectives on photoinhibition and photorespiration in the field: quintessential inefficiencies of the light and dark reactions of photosynthesis?[J]. J Exp Bot, 46(290): 1351-1362.

PASCAL AA, LIU ZF, BROESS K, et al., 2005. Molecular basis of photoprotection and control of photosynthetic light-harvesting[J]. Nature, 436(7047): 134-137.

PORTO DD, MATSUUR HN, HENRIQUES AT, et al., 2020. The alkaloid brachycerine contributes to protection against acute UV-B damage in *Psychotria*[J]. Ind Crop Prod, 147(2): 112-216.

QUE XG, HAN F, SHI SB, et al., 2005. Effects of UV-B radiation of different intensity on the photosynthesis and the dark respiration of alpine plant *Gentiana straminea*[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 25(2): 231-235. [岳向国，韩发，师生波，等，2005. 不同强度的 UV-B 辐射对高山植物麻花艽光合作用及暗呼吸的影响[J]. 西北植物学报，25(2)：231-235.]

SCHANSKER G, RENSEN JJS, 1999. Performance of active photosystem II centers in photoinhibited pea leaves[J]. Photosynth Res, 62(2): 175-184.

VALENTA K, DIMAC-STOHL K, BAINES F, et al., 2020. Ultraviolet radiation changes plant color[J]. BMC Plant Biol, 20(1): 253.

WANG LJ, LOESCHER W, DUAN W, et al., 2009. Heat acclimation induced acquired heat tolerance and cross adaptation in different grape cultivars: relationships to photosynthetic energy partitioning[J]. Funct Plant Biol, 36(6): 516-526.

WANG ML, FENG YL, LI X, 2006. Effects of soil phosphorus level on morphological and photosynthetic characteristics of *Ageratina adenophora* and *Chromolaena odorata*[J]. Chin J Appl Ecol, 17(4): 602-606. [王满莲，冯玉龙，李新. 2006. 紫茎泽兰和飞机草的形态和光合特性对磷营养的响应[J]. 应用生态学报，17(4)：602-606.]

WU Y, FANG MF, YUE M, et al., 2012. Advances in influence of UV-B radiation on medicinal plant secondary metabolism[J]. Chin J Chin Mat Med, 37(15): 2247-2251. [吴洋，房敏峰，岳明，等，2012. UV-B 辐射对药用植物次生代谢的影响研究进展[J]. 中国中药杂志，37(15)：2247-2251.]

XING AB, CUI HF, YU XP, et al., 2018. Effect of nutrient components on growth of *Pholiota adiposa*[J]. N Hortic, 42(3): 163-172. [邢阿宝，崔海峰，俞晓平，等，2018. 光质及光周期对植物生长发育的影响[J]. 北方园艺，42(3)：163-172.]

ZHANG J, WEI SL, LI J, et al., 2021. Study on impact of different growing ages and harvesting time of medicinal material: *Fagopyrum dibotrys* on yield and quality[J]. Mod Chin Med, 23(3): 501-505. [张晶，魏胜利，李娇，等，2021. 不同生长年限与采收期对金荞麦药材产量与质量的影响[J]. 中国现代中药，23(3)：501-505.]

ZHANG SP, SCHELLER HV, 2004. Photoinhibition of photosystem I at chilling temperature and subsequent recovery in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant Cell Physiol, 45(11): 1595-1602.

ZHANG WJ, BJORN LO, 2009. The effect of ultraviolet radiation on the accumulation of medicinal compounds in plants[J]. Fitoterapia, 80(4): 207-218.

ZHAO LL, WEN BO, WEN LY, et al., 2020. Analysis of quality status of *Dictamni* Cortex in Jilin Province[J]. Guid Chin Med, 18(25):40-42. [赵琳琳，温博，温立义，等，2020. 吉林省白鲜皮的质量现状分析[J]. 中国医药指南，18(25)：40-42.]

ZHOU YF, MAO SL, LI SF, et al., 2013. Advance on biology and chemical constituents of *Dictamnus dasycarpus*[J]. Chin Agric Sci Bull, 29(7): 65-69. [周亚福，毛少利，李思峰，等，2013. 白鲜的生物学与化学成分研究进展[J]. 中国农学通报，29(7)：65-69.]

ZHOU YF, MAO SL, SHI XW, et al., 2017. Histochemistry of obacunone and fraxinellone in vegetative organs of *Dictamnus dasycarpus* and the content changes in different growth stages[J]. J NW For Univ, 32(1): 239-243. [周亚福，毛少利，石新卫，等，2017. 白鲜营养器官黄柏酮和梣酮的组化定位及含量的动态变化[J]. 西北林学院学报，32(1)：239-243.]